REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 69, nº 28 — Septembre 1962

Le croisement des espèces parthénogénétique et bisexuée chez Luffia (Lépidoptère Psychide). Les élevages et leur résultats. *

par

Marguerite NARBEL-HOFSTETTER

Laboratoire de Zoologie de l'Université de Lausanne.

Avec 6 figures dans le texte.

Le genre *Luffia* est représenté en Europe par deux espèces, l'une bisexuée, *L. lapidella* Goeze, l'autre parthénogénétique, *L. ferchaultella* Steph. L'espèce parthénogénétique est constituée par de nombreuses souches différant les unes des autres par des détails de la morphologie et du comportement (Mc Donogh, 1943). Elles présentent toutes, mais à des degrés divers, une certaine variabilité cytologique (Narbel-Hofstetter, 1961). De plus, les populations parthénogénétiques sont plus ou moins distantes géographiquement des populations bisexuées, dont elles dérivent évidemment. Elles sont donc vraisemblablement plus ou moins anciennes. L'ensemble de ces faits pose le problème de la validité de l'espèce parthénogénétique. Le croisement des femelles de *ferchaultella* avec les mâles de *lapidella* et l'examen de la F_1 devraient permettre de préciser la nature des relations entre les deux espèces et de voir en particulier si l'acquisition de la parthénogénèse chez *Luffia* est irréversible ou pas. Un travail préliminaire sur la cytologie de l'œuf parthénogénétique fécondé a pu établir que

* Travail subventionné par le Fonds national suisse de la recherche scientifique.

celui-ci est toujours inséminé mais que les premières phases du développement se déroulent néanmoins selon le modèle parthénogénétique (NARBEL-HOFSTETTER, 1956).

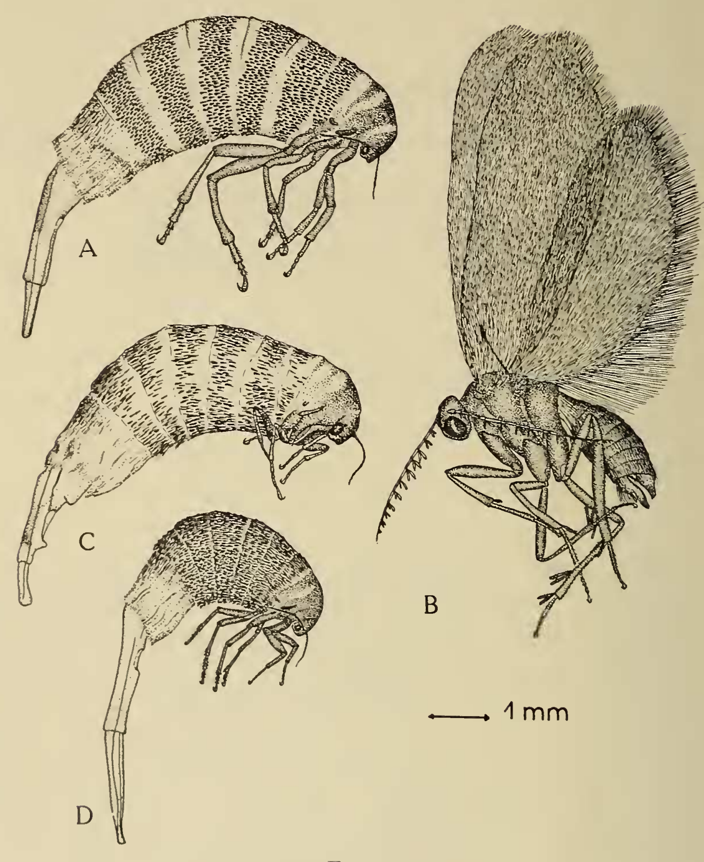


FIG. 1.
Adultes normaux : A) *Luffia lapidella* ♀. B) *L. lapidella* ♂. C) *L. ferchaultella* ♀ (Malmaison). D) *L. ferchaultella* ♀ (St-Nom).

CROISEMENT ET ÉLEVAGE.

Au cours de trois périodes d'éclosion (1955, 57 et 60), j'ai effectué le croisement de la femelle de *ferchaultella* et du mâle de *lapidella* plus de 150 fois. Les mâles (fig. 1 B) proviennent de 6 populations normales et connues. Les femelles sont originaires de 5 populations dont la cytologie et le comportement ont été

étudiés (Narbel-Hofstetter, 1961). Ces populations parthénogénétiques diffèrent les unes des autres par plusieurs caractères. La population anglaise de Theale et les populations françaises de Saint-Nom et d'Orry donnent des femelles petites (fig. 1 D), peu fécondes et difficiles à élever. Les stations françaises de Malmaison et de Saclas, beaucoup plus proches géographiquement

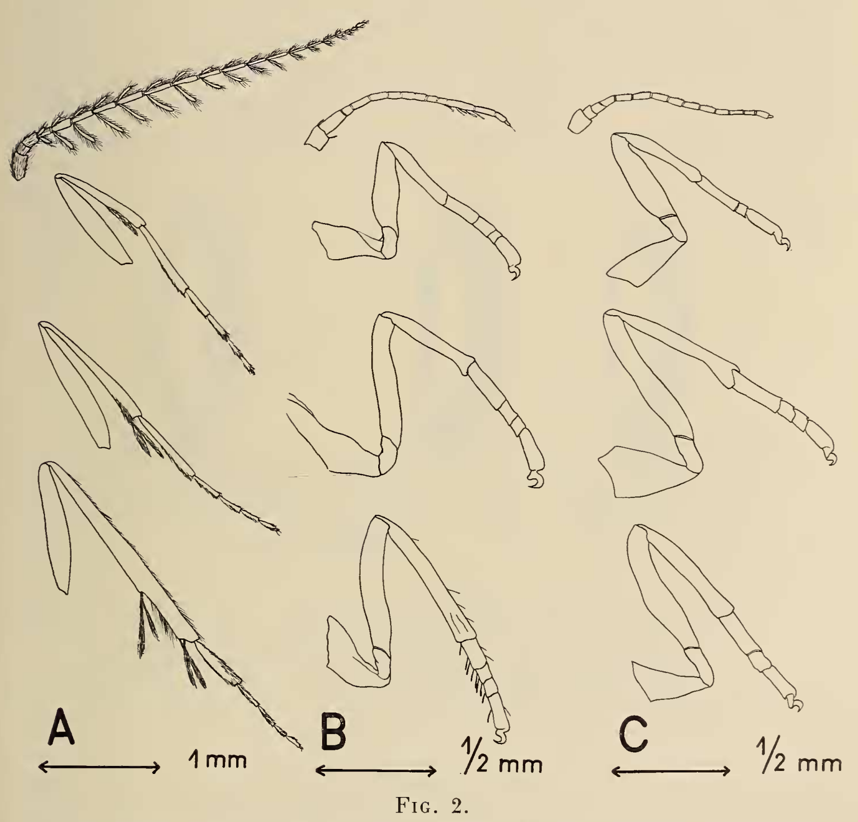


Fig. 2.

Antennes et pattes des adultes normaux. A) *L. lapidella* ♂ (Saclas). B) *L. lapidella* ♀ (Mesocco). C) *L. ferchaultella* ♀ (Malmaison).

des stations bisexuées et vraisemblablement d'origine plus récente, donnent des femelles plus grosses (fig. 1 C), plus fécondes et plus robustes. Les différences morphologiques entre femelles de *lapidella* et de *ferchaultella*, signalées par Mac Donogh (1941), ne sont pas constantes, et parfois moins importantes que celles qui distinguent l'une de l'autre deux souches de *ferchaultella*. Les organes les plus

visibles, comme les pattes et les antennes, sont rarement caractéristiques d'une forme ou de l'autre (fig. 1 A, C et D et 2 B et C). Au point de vue du comportement, les femelles des deux espèces sont généralement faciles à distinguer. Dans la grande majorité des cas, la femelle de *ferchaultella*, à peine éclose et sortie du fourreau larvaire, s'aggripe à ce dernier et introduit son tube ovipositeur par l'orifice qu'elle a percé jusque dans l'exuvie qu'elle vient de quitter (fig. 3 A). Elle la remplit d'œufs puis se laisse tomber à terre et meurt. Il arrive parfois que la femelle ait un moment d'hésitation après son éclosion, qu'elle ne ponde pas aussitôt mais qu'elle adopte pour quelques secondes ou quelques minutes la

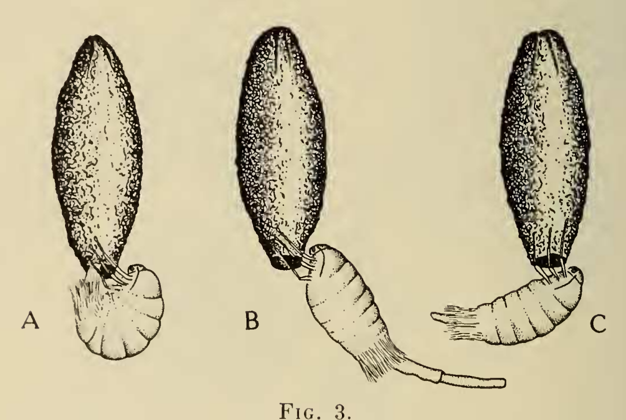


FIG. 3.

Comportement des femelles (schémas). A) ♀ de *lapidella* ou de *ferchaultella* en train de pondre dans son fourreau larvaire. B) ♀ de *lapidella* étendant son tube ovipositeur dans l'attente de l'accouplement. C) ♀ de *lapidella* en position de repos.

position d'attente caractéristique de la femelle de *lapidella* (fig. 3 B). Dans la mesure où elle étend son tube ovipositeur, découvrant l'orifice copulateur, elle attire le mâle, et c'est pendant ce court instant que l'accouplement peut se produire. Le mâle paraît être attiré aussi bien par la femelle de *ferchaultella* que par celle de *lapidella*. Des accouplements spontanés avec des femelles parthénogénétiques se sont produits, même en la présence de femelles de *lapidella*. Les petites dimensions de certaines femelles de *ferchaultella* peuvent constituer un obstacle à l'accouplement et expliquer l'échec de plusieurs tentatives. Néanmoins sur 150 femelles parthéno-

génétiques fécondées, une centaine ont pondu tous leurs œufs, soit 15 à 50 œufs chacune; 32 pontes ont été élevées.

Comme dans les élevages normaux de *lapidella* et de *ferchaultella*, les œufs donnent naissance au bout d'un mois, soit en août, à de jeunes chenilles. Le nombre des œufs ne se développant pas, très faible, ne dépasse pas celui qu'on observe dans les élevages normaux. Les chenilles sont élevées jusqu'en juin de l'année suivante, époque de la nymphose. Celle-ci dure environ trois semaines et les adultes éclosent en juillet. Comparés aux élevages bisexués et parthénogénétiques, les élevages résultant du croisement des deux espèces sont généralement plus délicats et la mortalité y est plus élevée, surtout au moment de la dernière mue larvaire et pendant la nymphose. Elle atteint le 75% des individus, tandis que dans les élevages normaux elle n'en dépasse pas le 45% (Narbel-Hofstetter, 1957).

Résultats globaux des élevages.

La mortalité élevée a donc considérablement restreint le nombre des individus arrivés au stade d'imago. De plus, 15 individus ont été sacrifiés soit comme larve, soit comme nymphe, pour examen cytologique. Les individus morts en nymphose ont été examinés au point de vue morphologique, et les adultes l'ont été tant au point de vue de leur morphologie externe que de leur comportement.

Les adultes issus des 32 élevages, soit 234 individus, peuvent se répartir de la façon suivante: 87 femelles parthénogénétiques, 5 femelles ayant le comportement de l'espèce bisexuée et ayant pondu après accouplement, 39 femelles à comportement variable mais ne pondant pas, 99 individus intersexués et enfin 4 mâles.

Les 87 femelles parthénogénétiques ont l'aspect et le comportement des femelles de *ferchaultella*. Elles ont pondu aussitôt après leur éclosion la totalité ou la plus grande partie de leurs œufs. Les pontes qui n'ont pas été fixées pour la cytologie ont presque toutes donné naissance à de jeunes chenilles viables en nombre normal. Une partie d'entr'elles a été réservée à l'élevage. Seuls les œufs de deux pontes ne se sont pas développés. Ce premier lot de femelles parthénogénétiques est donc vraisemblablement formé d'individus à hérédité strictement maternelle.

Les 5 femelles ayant le comportement des femelles de *lapidella*, mises en présence de mâles, ont été fécondées et ont pondu. Leurs œufs ont été fixés.

Les 39 femelles qui n'ont pas pondu présentent tous les caractères morphologiques des femelles normales, c'est-à-dire aucun caractère visiblement intersexué. Etant donné les difficultés qu'il y a à distinguer les femelles de *ferchaultella* et de *lapidella*, il est pratique-

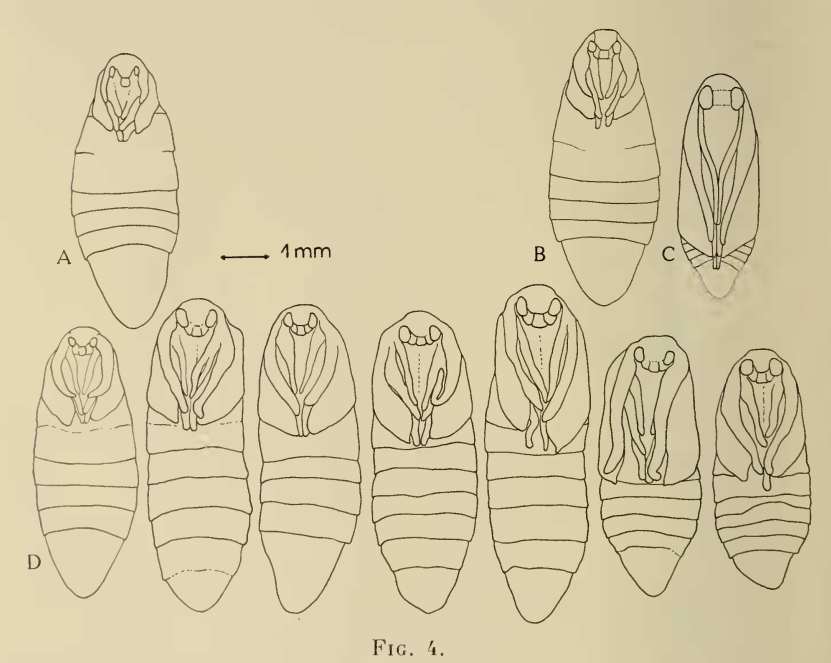


Fig. 4.

Nymphes normales et intersexuées. A) *L. ferchaultella* (Malmaison) ♀. B) *L. lapidella* ♀. C) *L. lapidella* ♂. D) Nymphes issues du croisement des deux espèces, et provenant toutes du même élevage (nº 31).

ment impossible de les classer avec certitude dans l'une ou l'autre espèce. Au point de vue du comportement, certaines d'entre elles rappellent *ferchaultella*, elles paraissent faire des efforts pour pondre, mais n'y parviennent pas. Il est difficile de voir si leur stérilité est due à un défaut anatomique ou à une perturbation du comportement. D'autres ont une attitude indécise (fig. 3 C) ou agitée, présentant des éléments des comportements des deux espèces. Elles n'attirent pas les mâles. D'autres enfin ont le comportement de la femelle de *lapidella*, elles étendent leur tube ovipositeur et ne

cherchent pas à pondre parthénogénétiquement. Maintenues à l'isolement, elles meurent sans avoir pondu. Mises en présence de mâles, il est possible qu'elles auraient pondu, comme les 5 femelles constituant la catégorie précédente, qui ont été tirées de ce lot.

Les 99 individus intersexués présentent tous des anomalies morphologiques qui leur donnent un aspect intermédiaire entre ceux des deux sexes (fig. 4, 5 et 6). Ces anomalies ont été examinées à la loupe binoculaire. De ce premier examen, on peut tirer les constatations suivantes:

Les anomalies morphologiques portent sur tous les organes visibles présentant un dimorphisme sexuel, donc chez *Luffia* pratiquement sur tous les organes. Ces anomalies sont plus ou moins marquées, présentant un « degré d'intersexualité » plus ou moins

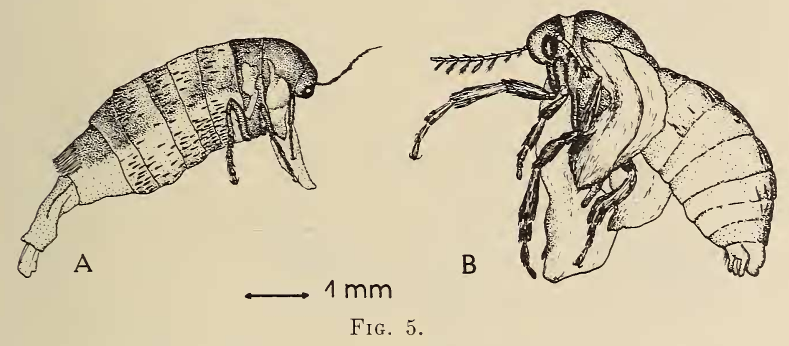


Fig. 5.

Adultes nettement intersexués. A) de l'élevage n° 8. B) de l'élevage n° 32.

élevé. Chez un individu donné, les différents organes manifestent à peu près le même degré d'intersexualité. Cette homogénéité des degrés d'intersexualité est plus constante chez les individus faiblement intersexués, c'est-à-dire proches morphologiquement de la femelle, que chez les individus moyennement ou fortement intersexués (fig. 6 et 5). D'autre part, quand on compare l'aspect d'un individu et l'exuvie qu'il vient de quitter, on constate que la nymphe et l'adulte présentent à peu près le même degré d'intersexualité. Les asymétries sont fréquentes et d'autant plus marquées que le degré d'intersexualité est plus élevé (fig. 5). Il arrive souvent que les organes d'un côté de l'animal soient plus intersexués que ceux de l'autre côté (fig. 5), mais je n'ai jamais observé d'individu vraiment gynandromorphe.

Les individus très proches de la femelle sont les plus fréquents. Ils ont l'aspect général d'une femelle (fig. 6), mais leurs antennes, leurs ailes et leurs armatures génitales sont légèrement modifiées dans le sens mâle: les antennes un peu ramifiées, les ailes un peu allongées et le tube ovipositeur déformé. Les malformations des armatures génitales sont les plus visibles, mais les plus difficiles à interpréter à cause de leur complexité embryologique, et aussi à cause des mouvements violents et anormaux qui ont été effectués par l'animal. Il est possible qu'un certain nombre des femelles

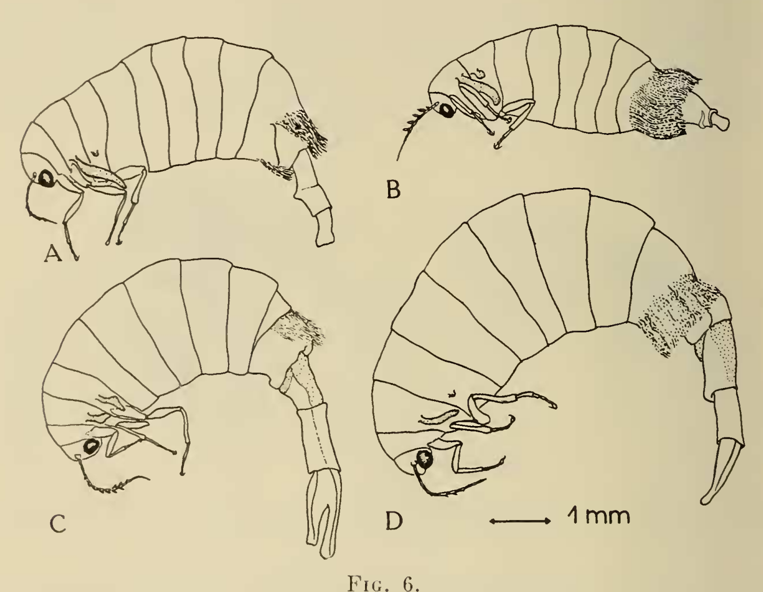


Fig. 6.

Adultes légèrement intersexués. A), B) et C) de l'élevage n° 6. D) de l'élevage n° 16.

stériles de la catégorie précédente présentent des caractères intersexués encore plus inapparents qui ont échappé à l'examen. La variabilité morphologique des femelles normales rend illusoire la plupart des analyses plus précises.

Les individus franchement intermédiaires entre les deux sexes sont rares (fig. 5). En plus des organes cités plus haut, les pattes, la forme générale du corps et la pilosité sont affectés. Ces adultes moyennement intersexués se sont fréquemment blessés ou amputés d'un appendice lors de leur éclosion. Une partie de leurs écailles et de leurs poils reste souvent dans l'exuvie.

Je n'ai pas obtenu d'individus très proches du mâle. Il est très possible que, si cette catégorie existe, elle soit particulièrement délicate.

Les individus intersexués provenant d'un seul et même élevage peuvent présenter des degrés d'intersexualité différents. Certains élevages en ont livré toute une gamme (fig. 4 D). D'autres élevages n'ont fourni que des individus très proches de la femelle.

D'une façon générale, les intersexués sont plus grands que les individus normaux (fig. 4) et leur développement larvaire est un peu plus lent. Leur comportement est varié, mais toujours anormal. Il présente des éléments du comportement des deux sexes et des deux espèces, il est généralement agité et désordonné. Ces individus sont presque toujours stériles. Quelques individus très faiblement intersexués ont pondu parthénogénétiquement deux ou trois œufs, qui ont été fixés. Je ne sais donc pas s'ils auraient donné naissance à des individus viables. La plupart des intersexués ont l'abdomen translucide, donc privé d'œufs.

Les 4 mâles ont un aspect et un comportement qui paraissent absolument normaux. J'ai cherché en vain des traces d'intersexualité dans leur morphologie externe. Trois d'entre eux se sont accouplés, l'un même à cinq reprises. Les œufs fécondés par ces mâles se sont développés, la présence du spermatozoïde y a été constatée. Les œufs qui n'ont pas été fixés ont donné naissance à de petites chenilles viables.

Les individus morts en cours de nymphose sont nombreux. Ce sont 56 femelles apparemment normales et 58 intersexués (fig. 4 D). Le nombre des individus morts pendant les premiers stades larvaires est également élevé (566 sur un total de 910). Ils n'ont pas été examinés.

Répartition des différentes catégories d'individus et caractéristiques des élevages.

Le tableau ci-dessous donne la répartition des diverses catégories d'individus dans les élevages.

Quoique les chiffres soient peu élevés, on peut faire quelques constatations :

a) Les individus issus d'un élevage forment rarement un ensemble homogène. La plupart des élevages livrent des femelles

TABLEAU 1.

Répartition des diverses catégories d'individus dans les élevages.

Elev.	Origine des parents		Individus morts avant la nymphose ou fixés ()	Individus morts en nymphose			Individus parvenus à l'état adulte				
	♀	♂		♀	I	♂	♀ parth.	♀ stér.	♀ bisex.	Inter-sexués	♂
1	Theale	Mesocco	14				10	3			
2	Theale	Mesocco	15	1	2		5	1	2	7	
3	Theale	Lostallo	7	2	1		4	1		7	
4	Theale	Lostallo 18	14	6						7	
5	Saint-Nom	Mesocco	8	3			11			7	
6	Saint-Nom	Mesocco	17	1	4					10	
7	Saint-Nom	Mesocco	22	1						2	
8	Saint-Nom	Mesocco	21 (4)		1					1	
9	Saint-Nom	Mesocco	14	1			2				
10	Saint-Nom	Chantilly	17		2		1			3	
11	Saint-Nom	Chantilly 28	39		2		1	1		2	
12	Saint-Nom	Chantilly 28	19 (2)								
13	Saint-Nom	Chantilly 29	20	6			2			3	
14	Saint-Nom	Chantilly 29	34 (1)		1					3	
15	Saint-Nom	Chantilly 29	17	2						6	
16	Saint-Nom	Lostallo	20 (1)	1	2			4		10	
17	Saint-Nom	inconnu	7	4			1			3	
18	Saint-Nom	inconnu	4 (1)				3				
19	Orry	Mesocco	32	6			5	3			
20	Orry	Chantilly	19				1			1	
21	Saclas	Soazza	19		2		5			1	
22	Saclas	Lostallo 18	17		7						
23	Malmaison	Lostallo	34	10			8	2			
24	Malmaison	Lostallo	17	2				1		5	
25	Malmaison	Soazza	27	1			2	16		5	
26	Malmaison	Mesocco	17 (2)					4	1	5	
27	Malmaison	Mesocco	7		4			1	1	10	3
28	Malmaison	Mesocco	8 (4)	1	2						
29	Malmaison	Chantilly	17	4	5		15				
30	Malmaison	Chantilly	5	2	1		1	1	1		1
31	Malmaison	Saclas	13		20		1	1			
32	Malmaison	Compiègne	25	2	2		9			1	
	Totaux partiels:		566	56	58		87	39	5	99	4
	Total des individus: 914		Total des individus morts au cours des stades larvaires: 680, soit 75%				Total des individus arrivés au stade adulte: 234, soit 25%				

parthénogénétiques, des femelles stériles et des individus intersexués, arrivant ou non au stade d'imago.

b) Certains élevages (nos 7, 8, 12, 14, 20, 23, 31) présentent une mortalité particulièrement élevée.

c) La population d'origine de la femelle ne paraît pas jouer de rôle quant au type de développement de sa descendance. En particulier les populations à parthénogénèse vraisemblablement ancienne (Theale, Saint-Nom, Orry) ne donnent pas plus de femelles parthénogénétiques que les populations où la parthénogénèse est probablement plus récente (Malmaison, Saclas). La proportion d'individus intersexués dans ces deux catégories d'élevages est pratiquement la même (42% et 44%). Les femelles de type bisexué proviennent aussi bien des élevages dont la mère est de Theale que de Malmaison. Il faut noter toutefois que les élevages ayant fourni des mâles (nos 27 et 30) ont fourni également des femelles de type bisexué et que les femelles qui sont à l'origine de ces deux élevages proviennent toutes deux de Malmaison, station parthénogénétique très proche topographiquement et morphologiquement d'une population bisexuée.

d) La population d'origine du mâle importe peu. Les mâles des six populations utilisées ont eu chacun une descendance variée.

e) Les caractéristiques individuelles du mâle ne paraissent pas plus importantes. Les élevages 4 et 22 sont issus du même mâle, de même que les élevages 11 et 12 d'une part et 13 à 15 de l'autre. Ces groupes d'élevages n'ont pas de caractéristiques communes marquées. Il est possible que l'âge du mâle joue un rôle: les élevages 5 et 29, issus de mâles âgés (4e et 5e accouplements) ont donné une forte proportion de femelles parthénogénétiques. Mais ici comme ailleurs, les chiffres sont trop bas pour être significatifs.

Conclusions.

De cette étude de la morphologie et du comportement des individus résultant du croisement de *L. ferchaultella* avec le mâle de *lapidella*, on peut tirer quelques conclusions provisoires:

1. *L'œuf parthénogénétique fécondé*, quelle que soit son origine, *a plusieurs possibilités de développement.*

a) développement purement parthénogénétique, aboutissant à l'éclosion de femelles parthénogénétiques à hérédité strictement maternelle.

b) développement de type intersexué, vraisemblablement à la suite de la fusion du pronucleus mâle avec un noyau diploïde de l'œuf qui a conservé le processus automictique parthénogénétique. L'individu intersexué serait alors triploïde ou une mosaïque de cellules diploïdes et triploïdes.

c) développement de type bisexué aboutissant à la formation de mâles et de femelles de type bisexué. Ce type de développement me paraît difficilement explicable. L'œuf parthénogénétique fécondé est-il capable, sous l'action du spermatozoïde, de faire retour au processus normal de maturation et de se développer en individu normal de l'espèce bisexuée ? Ou bien sommes-nous en présence d'un type extrême d'intersexualité, indécelé morphologiquement, associé avec une fertilité normale et une lignée germinale vraisemblablement diploïde ? En attendant des documents plus précis, je penche pour la seconde hypothèse.

L'étude cytologique, déjà commencée, doit permettre d'élucider le problème de l'origine de ces différentes catégories d'individus.

2. L'*intersexualité* apparaissant chez *Luffia* est le résultat le plus intéressant de ce croisement. Ce phénomène bien connu chez plusieurs Lépidoptères a été l'objet de recherches particulièrement poussées chez *Lymantria* (Goldschmidt) et *Solenobia* (Seiler et ses collaborateurs). Chez *Luffia* il semble que l'on retrouve la plupart des caractéristiques de l'intersexualité mises en évidence chez *Solenobia*. L'origine des individus intersexués est à peu près la même, le résultat global des élevages et leur forte mortalité également (Seiler et Puchta, 1956). Le dimorphisme sexuel est aussi marqué, donc le matériel aussi favorable. Dans la mesure où l'on peut comparer les résultats d'un rapide examen à ceux d'une analyse beaucoup plus poussée (Seiler, 1937, 1941, 1949, 1951, Keil, 1935, Nüesch, 1941, Humbel, 1950), ces résultats sont très semblables: la fréquence des individus proches de la femelle, la rareté des individus nettement intermédiaires, l'existence des asymétries et les corrélations existant entre les degrés d'intersexualité des différents organes ou des différents stades d'un individu. En l'absence d'une analyse histologique, il est naturellement impossible

de proposer une théorie sur le mode de réalisation de l'intersexualité chez *Luffia*: mosaïque sexuelle comme chez *Solenobia*, développement successivement mâle et femelle comme chez *Lymantria*, ou encore autre chose.

3. *Le problème de la validité de l'espèce parthénogénétique* posé au début de ce travail n'est pas résolu d'une façon catégorique. Si le croisement des deux espèces est possible et relativement facile, l'existence d'une F_1 constituée principalement de femelles parthénogénétiques et d'individus intersexués stériles indique que les deux espèces sont séparées par des barrières génétiques. La présence dans la F_1 de mâles fertiles et de femelles de type *lapidella* montre en revanche que ces barrières ne sont pas constantes et que l'espèce parthénogénétique n'est pas encore complètement détachée de sa souche bisexuée. Dans l'état actuel des recherches, il m'est impossible de préciser si les différentes populations de *ferchaultella* se distinguent les unes des autres à cet égard.

Les figures ont été dessinées à la chambre claire sur loupe binoculaire Leitz par Mlle Danielle Petitpierre, laborantine.

Résumé.

Le croisement de la femelle de *Luffia ferchaultella*, normalement parthénogénétique, avec le mâle de l'espèce voisine, *L. lapidella*, est réalisable. Il donne une descendance composée principalement de femelles parthénogénétiques et d'individus intersexués, et secondairement de femelles stériles et d'individus, mâles et femelles, de type bisexué et fertiles.

Zusammenfassung

Die Kreuzung zwischen dem Weibchen von *Luffia ferchaultella*, welches normalerweise parthenogenetisch ist, mit der nahe verwandten Art *L. lapidella* ist durchführbar. Sie ergibt eine Nachkommenschaft welche sich hauptsächlich aus parthenogenetischen Weibchen und Intersexen zusammensetzt; daneben entstehen sterile Weibchen, sowie fruchtbare Männchen und Weibchen.

Summary.

Crossing the normally parthenogenetic female of *Luffia ferchaultella* with males of the related species *L. lapidella* has been successful. The result consists principally of parthenogenetic females and intersexes, and secondarily of sterile females as well as fertile males and females of the bisexual type.

BIBLIOGRAPHIE

Goldschmidt, R. 1931. *Die sexuellen Zwischenstufen.* Springer, Berlin.

— 1949. *The interpretation of the triploid intersexes of Solenobia.* Experientia *5*: 417-425.

Humbel, E. 1950. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. IX Analyse männchenähnlicher Intersexe von Solenobia triquetrella F. R.* Rev. suisse de Zool. *57*: 155-235.

Keil, I. 1935. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. II. Die äussere Morphologie der F_1 Puppen aus den Solenobia triquetrella-Kreuzungen* (vorläufige Mitteilung). Rev. suisse de Zool. *42*: 427-436.

McDonogh, R. S. 1941. *The morphology of Luffia ferchaultella (Stephens) and a comparison with Luffia lapidella (Goeze) (Lep. Psychidae).* Trans. Soc. brit. Entom. *7*: 191-209.

— 1943. *The variation in adult structure of Luffia ferchaultella (Stephens) (Lepidopt. Psychidae).* Trans. roy. Entom. Soc. London *93*: 149-172.

Narbel-Hofstetter, M. 1956. *La cytologie des Luffia (Lépid. Psych.): Le croisement de l'espèce parthénogénétique avec l'espèce bisexuée.* Rev. suisse de Zool. *63*: 203-208.

— 1957. *Thélytoquie et pseudogamie chez Luffia (Lépidopière Psychide).* Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. *32*: 469-474.

— 1961. *Cytologie comparée de l'espèce parthénogénétique Luffia ferchaultella Steph. et de l'espèce bisexuée L. lapidella Goeze (Lepidoptera Psychidae).* Chromosoma *12*: 505-552.

Nüesch, H. 1941. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. VII. Die Morphologie der intersexen F_1 — Imagotiere von Solenobia triquetrella F. R.* Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. *16*: 373-468.

Seiler, J. 1937. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. V. Die Solenobia Intersexe und die Deutungen des Phänomens der Intersexualität.* Rev. suisse de Zool. *44*: 283-307. 1941. *Idem VIII. Warum treten in F_1 der Kreuzung tetraploid-parthenogenetischer Weibchen von Solenobia triquetrella mit Männchen bisexueller Rassen alle Zwischenstufen zwischen den beiden Geschlechtern auf ?* Z. Vererbungslehre *79*: 473-486.

— 1949. *Resultate aus einer Artkreuzung zwischen Solenobia triquetrella F. R. x Solenobia fumosella H. (Lepid. Psychidae) mit Intersexualität in F_1.* Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. *24*: 124-154.

Seiler, J. und Mitarbeiter. 1951. *Analyse des intersexen Fühlers von Solenobia triquetrella (Psychidae, Lepid.).* Rev. suisse de Zool. *54*: 489-495.

Seiler, J. und O. Puchta. 1956. *Die Fortpflanzungsbiologie der Solenobien (Lepid. Psychidae), Verhalten bei Artkreuzungen und F_1-Resultate.* Roux' Arch. für Entw.-Mech. *149*: 115-246.